Beiträge zur Kenntnis der Heterotrophie von Holz und Rinde

von

Dr. **Ludwig Lämmermayr,**

Assistent an der Lehrkanzel für Botanik der k. k. Hochschule für Bodencultur in Wien.

Aus dem pflanzenphysiologischen Institute der k. k. Wiener Universität.

(Mit 2 Tafeln.)

(Vorgelegt in der Sitzung am 14. Februar 1901.)

Die Thatsache, dass an geneigten Sprossen von Holzgewächsen in der Regel ein ungleichseitiges Dickenwachsthum des Holzkörpers zu beobachten ist, war schon De Candolle[1] und Treviranus[2] bekannt. Weitere diesbezügliche Beobachtungen verdanken wir C. Schimper,[3] H. Nördlinger,[4] Hofmeister[5] und Kny.[6] Wiesner[7] war es, der sich jahrelang mit diesem Gegenstande eingehend beschäftigte und die Ergebnisse seiner Untersuchungen in zahlreichen Abhandlungen niederlegte.

Von ihm rührt auch eine einschlägige neue, seither übliche Terminologie her. Er bezeichnete die in Rede stehende ungleichseitige Wachsthumsförderung als »Heterotrophie«,

[1] Pflanzenphysiologie, übersetzt von Roeper, I, 1833, S. 71.

[2] Physiologie der Gewächse, I, 1835, S. 240.

[3] Amtl. Bericht der 31. Vers. deutscher Naturforscher und Ärzte zu Göttingen. 1854, S. 87.

[4] Technische Eigenschaften der Hölzer, 1860, S. 25.

[5] Allgemeine Morphologie der Gewächse, 1868.

[6] Über das Dickenwachsthum des Holzkörpers in seiner Abhängigkeit von äußeren Einflüssen. Berlin, 1882.

[7] Beobachtungen über den Einfluss der Erdschwere auf Größen- und Formverhältnisse der Blätter. Diese Sitzungsberichte, 1868, S. 11 bis 13 des Separatabdruckes.

deren häufigste Formen als Epitrophie und Hypotrophie, nachdem die Ausdrücke, welche Schimper dafür gebraucht hatte, nämlich »Epinastie« und Hyponastie«, heute in ganz anderem Sinne allgemein angewendet werden. Auch konnte Wiesner[1] eine große Gesetzmäßigkeit im Auftreten und Verlaufe der Heterotrophie constatieren, und hauptsächlich dank seiner Bemühungen wissen wir heute, dass geneigte Coniferensprosse in allen Entwickelungsstadien hypotroph, gleich orientierte Dicotylensprosse in der Regel zuerst epitroph, dann hypotroph sind. Bis in die jüngste Zeit hatte man nur der Heterotrophie des Holzes seine Aufmerksamkeit zugewendet und Fälle ungleichseitiger Ausbildung der Rinde nicht weiter auf einen etwaigen gesetzmäßigen Zusammenhang mit der Heterotrophie des Holzkörpers verfolgt.

Wiederum war es Wiesner, der, nachdem er schon 1868 auf eine, allerdings erst mikroskopisch nachweisbare, der Hypotrophie des Holzes parallel gehende Hypotrophie der Rinde bei *Aesculus*[2] hingewiesen hatte, einen scharf ausgeprägten Fall von Epitrophie der Rinde und des Holzes bei *Tilia*[3] (1892) auffand. Während seines Aufenthaltes in den Tropen im Jahre 1894 machte der genannte Forscher weiters die auch für den Systematiker interessante Entdeckung, dass bei allen Tiliaceen und Anonaceen die Epitrophie des Holzes von deutlicher Epitrophie der Rinde begleitet sei.[4] Bei Abfassung vorliegender Arbeit stellte ich mir, angeregt durch Wiesner's Ergebnisse, die Aufgabe, einerseits weitere Belege für dieselben im Verwandtschaftskreise der beiden genannten Familien zu erbringen, andererseits die Untersuchungen über Heterotrophie des Holzes und der Rinde auch auf andere Holzgewächse und speciell auch auf das Wurzelholz auszudehnen, sowie dem anatomischen Charakter der Heterotrophie in den verschiedenen Fällen ein besonderes

[1] Elemente der wissenschaftlichen Botanik, Bd. III, Biologie, 1889, S. 29.

[2] Beobachtungen über den Einfluss der Erdschwere etc. Separatabdruck aus diesen Sitzungsberichten, Bd. 58, 1868, S. 12 ff.

[3] Berichte der deutschen bot. Gesellsch., Bd. X, 1892, S. 609 ff.

[4] Sonderabdruck aus den Berichten der deutschen bot. Gesellsch., Jahrgang 1894, Generalversammlungsheft, S. 93 ff.

Augenmerk zu schenken. Zum Zweck besserer Übersicht hielt ich es für nöthig, zunächst die Heterotrophie des Holzes, gesondert von der Heterotrophie der Rinde, zu besprechen, und nach Thunlichkeit auch in jedem dieser beiden Hauptcapitel wieder Stamm und Wurzel auseinander zu halten.

I. Heterotrophie des Holzes.

A. **An oberirdischen Sprossen.**

So gut wir im allgemeinen über die Form der Heterotrophie an geneigten Sprossen unterrichtet sind, so wenige umfassende und eingehende Mittheilungen liegen uns über die dabei zutage tretenden anatomischen Verhältnisse, die Art und Weise der Förderung der einzelnen Elemente des Holzkörpers, vor.

Kny[1] hat uns mit einer auffälligen histologischen Eigenthümlichkeit der Dicotylen-Epitrophie bekannt gemacht. Derselbe Forscher, sowie E. Mer,[2] Hartig,[3] Cieslar,[4] haben entsprechende Eigenthümlichkeiten der Coniferen-Hypotrophie klargelegt. Was Kny betrifft, so hat er auf den großen Unterschied hingewiesen, den die Epitrophie der Dicotylen einerseits, die Hypotrophie der Coniferen andererseits hinsichtlich ihres anatomischen Charakters zeigen. Sind bei jenen die Gefäße der Oberseite nicht nur der Zahl, sondern auch dem Lumen nach gefördert, so tritt uns bei diesen an der Unterseite zwar auch eine Vermehrung der (hier die Gefäße substituierenden) Tracheiden, aber mit einer durchschnittlichen Reduction der Lumenweite und enormer Wandverdickung derselben combiniert, entgegen.

Ich habe versucht, diese Beobachtungen nach einigen Richtungen hin zu vervollständigen, um auf Grund eines umfassenden Materials möglichst allgemein giltige Anschauungen zu gewinnen. Die Angaben Knys über die Förderung

---

[1] Separatabdruck aus den Sitzb. der Gesellsch. naturf. Freunde zu Berlin, 1877, S. 9 bis 11.

[2] De la formation du bois rouge dans le Sapin et l'Epicea. Compt. rend., 1887.

[3] Das Rothholz der Fichte. Forstl.-naturw. Zeitschrift, 1896.

[4] Das Rothholz der Fichte. Centralblatt für das ges. Forstwesen. 1896.

des Gefäß-Lumens an der epitrophen Seite kann ich auf Grund zahlreicher Beobachtungen nur vollinhaltlich bestätigen. An fast allen von mir untersuchten Tiliaceen und Anonaceen, ferner an epitrophen Sprossen von *Betula verrucosa* Ehr, *Crataegus coccinea* L., *Pterocarya caucasica* C. A. M. und anderen war dies besonders deutlich zu beobachten. Doch möchte ich bemerken, dass der Grad dieser Förderung des Lumens keineswegs immer dem Grade der Epitrophie in toto entspricht. Die Förderung des Gefäßlumens kann selbst bei starker Epitrophie, wie beispielsweise bei *Tamarix*, eine sehr geringe, umgekehrt bei schwacher Epitrophie eine sehr bedeutende sein.

Weiters untersuchte ich einige hypotrophe Dicotylen-Sprosse hinsichtlich des anatomischen Charakters der Heterotrophie, und fand auch hier an der Unterseite die Gefäße zahlreicher und weitlumiger. Als gute Beispiele nenne ich: *Juglans regia* L., *Rhus radicans* L., *Rhus crenata* Th., *Rhus Toxicodendron* L., *Rhus Cotinus* L., *Rhododendron hirsutum* L. Dagegen habe ich bei *Buxus sempervirens* L., dessen »Hyponastie« schon Schimper erwähnt, die Gefäße der Unterseite zwar auch zahlreicher, aber durchaus nicht weitlumiger als die der Oberseite gefunden.

Diese Vermehrung und Vergrößerung der Gefäße an der jeweilig geförderten Seite ist eine im Querschnittsbilde begreiflicherweise sofort in die Augen springende Erscheinung. Ob aber nicht auch andere Elemente des Holzkörpers an der Heterotrophie theilnehmen, und in welcher Weise, darüber finden wir in der Literatur nur sehr spärliche Angaben. Sachs[1] wies auf die Verschiebung der Markstrahlen in der Richtung des stärksten Zuwachses hin, Cieslar[2] constatierte bei der Fichte, dass die Menge der Markstrahlzellen im Weißholze, also an der Oberseite nur 75% von der im Rothholze, also an der Unterseite befindlichen, betrug. Nach meinen Untersuchungen ist eine parallel der Vermehrung und Vergrößerung

[1] Über Zellenanordnung und Wachsthum. (Arb. des bot. Institutes in Würzburg, 1879, Bd. II, S. 185).

[2] L. c., S. 162.

der Gefäße gehende Förderung der Markstrahlen häufig anzutreffen. Nicht nur die Menge und Länge der Markstrahlen an der geförderten Seite ist dann eine größere, sondern häufig unterscheidet sich auch der einzelne Markstrahl der geförderten Seite von dem der Gegenseite im Spross-Querschnitte durch größere Breite, indem er entweder mehrreihiger als der der nichtgeförderten Seite ist, oder, wenn gleichreihig, aus breiteren Elementen besteht. Beide Arten der Förderung können sich auch combinieren. **Polyalthia latifolia*[1] (?) hat beispielsweise oberseits durchschnittlich drei- bis vierreihige, unterseits zwei- bis dreireihige Markstrahlen. Das Verhältnis von oberer und unterer Markstrahlenbreite stellt sich wie 5:3. Bei *Orophea hexandra* Bl. sind die Markstrahlen der Oberseite in den mittleren und letzten Jahrringen im Maximum zehnreihig, die der Unterseite siebenreihig. Das durchschnittliche Breitenverhältnis ist 3:2. Die Markstrahlen der Unterseite von *Rhus Cotinus* L. sind erheblich breiter als die der Oberseite. Analoge Verhältnisse sind auch bei *Rhus Toxicodendron* L. und *Juglans regia* L. zu beobachten. Besonders da, wo die Markstrahlen die Peripherie des Holzkörpers erreichen, verbreitern sie sich an der geförderten Seite oft sehr bedeutend gegenüber denen der Gegenseite; so bei **Polyalthia affinis* T. et B., **Polyalthia stigmaria* H. et B., (?) **Guatteria spathulata* T. et B, **Orophea Diepenhorstii* Scheff., **Unona Siam* (?) und anderen.

In all den genannten Fällen darf man wohl ohne weiters annehmen, dass die jeweilig geförderte Seite auch mehr Reservestoffe in Form der in den Markstrahlen deponierten Stärke besitzt, was durch die Beobachtung auch bestätigt wird. Bei *Orophea hexandra* Bl. habe ich überdies in einem Falle einen der Epitrophie parallel gehenden Größenunterschied der Stärkekörner beobachtet. Die Markstrahlen der Oberseite enthielten nämlich auffallend große Stärkekörner, während die in den Markstrahlen der Unterseite befindlichen bedeutend kleiner waren.

[1] Dieselbe, sowie die noch im folgenden mit einem * versehenen Holzgewächse wurden von Wiesner aus dem botanischen Garten zu Buitenzorg auf Java mitgebracht und nach den dort befindlichen Etiketten bezeichnet. Die mit einem (?) versehenen Arten waren im Index Kewensis nicht aufzufinden.

Eines merkwürdigen, ziemlich allein dastehenden Falles der anatomischen Ausprägung der Heterotrophie will ich noch gedenken, nämlich der Hypotrophie von *Rhus Cotinus* L. Die Gefäße der Unterseite sind auch hier, wie schon erwähnt, zahlreicher und weitlumiger; auch die Markstrahlen der Unterseite zeichnen sich durch größere Breite aus. Außerdem aber erweist sich das die Hauptmasse des Holzes bildende Libriform in den späteren Jahrringen nicht allseits gleich ausgebildet. Gewöhnlich vom zweiten oder dritten Jahrring an sind die Libriformelemente der Unterseite fast durch die ganze Breite des Jahrringes (mit Ausnahme einer schmalen Zone an den Grenzen desselben) enorm, oft bis zum Schwinden des Lumens, verdickt, während an der Oberseite die Verdickung dieser Elemente eine bedeutend schwächere und auf eine weitaus schmälere Zone beschränkte ist. Erwähnung verdient der Umstand, dass diese enorm verdickten Elemente nur in der gemeinsamen Außenhaut (im Sinne Wiesners) und auch hier sehr schwach verholzt sind. Die Verdickungsschichten werden bei Behandlung mit Chlorzinkjod rothviolett, mit Phloroglucin und Salzsäure behandelt bleiben sie ungefärbt. Deutlich roth färben sich bei Anwendung des letztgenannten »Holzstoffreagens« überhaupt nur die Gefäßwände. Auch bei *Juglans regia* L. ist das Prosenchym (im Sinne Solereders) der Unterseite englumiger und dickwandiger, Verhältnisse, welche eine gewisse Analogie mit der im folgenden zu besprechenden Hypotrophie, beziehungsweise Rothholzbildung der Coniferen zeigen.

Die Hypotrophie der Coniferen. Das Rothholz.

Wie erwähnt, hat schon Kny darauf hingewiesen, dass an der Unterseite mehrjähriger geneigter Coniferensprosse die Tracheiden zahlreicher, aber im Durchschnitt dickwandiger und englumiger seien, als an der Oberseite. Aus den Untersuchungen von E. Mer,[1] Cieslar[2] und Hartig[3] wissen wir, dass es sich

[1] L. c., S. 376.

[2] L. c.

[3] L. c., S. 161.

dabei um das Auftreten von »Rothholz« handelt, mit welchem Namen die erwähnten stark verdickten, schon makroskopisch durch ihre rothbraune Farbe auffälligen Holzpartien belegt wurden, wie solche einseitig auch an Coniferenstämmen auftreten können. Stets tritt Rothholz an der Unterseite hypotropher Jahrringe in Gestalt halbmondförmiger schmälerer oder breiterer Zonen (»Bänder« Sanios,[1] »Druckzonen« Schwarz[2]) auf; nicht selten besteht ein Jahrring unterseits in seiner ganzen Breite, oder sogar der ganze unterseitige Holzkörper aus Rothholz.

Aus Knys[3] Untersuchungen geht hervor, dass derselbe Rothholzbildung an der Unterseite nachfolgender Coniferensprosse beobachtete: *Abies pectinata, Abies Nordmanniana, Picea excelsa, Larix europaea, Tsuga canadensis, Juniperus communis, Juniperus occidentalis, Thuya occidentalis, Taxodium distichum, Taxus baccata.*

Hartig[4] und Cieslar[5] haben das Rothholz der Fichte eingehend beschrieben, Dippel[6] hat Rothholz, von ihm als »rothes Astholz« bezeichnet, unter anderen auch bei *Wellingtonia gigantea* beobachtet. F. Schwarz[7] führt auch für *Pinus silvestris* Rothholzbildung an der Sprossunterseite an.

Um ein klares Bild über die Ausbildung des Rothholzes an geneigten Coniferensprossen zu gewinnen, dehnte ich meine Untersuchungen auf eine möglichst große Anzahl mir zugänglicher Gattungen und Arten aus. Das nöthige Material entnahm ich theils dank der Zuvorkommenheit des Herrn Directors v. Wettstein dem botanischen Garten der k. k. Wiener Universität, theils stellte mir Herr Hofrath Wiesner die von ihm 1894 zu Buitenzorg auf Java gesammelten Coniferensprosse bereitwilligst zur Verfügung. Die untersuchten

[1] Pringsheim, Jahrb. für wiss. Bot., 1872, IX, S. 101.

[2] Dickenwachsthum und Holzqualität von *Pinus silvestris*. Berlin, 1899. S. 268.

[3] L. c., S. 11.

[4] L. c.

[5] L. c.

[6] Das Mikroskop, II, 1898, S. 424.

[7] L. c., S. 237.

Sprosse waren mit wenigen Ausnahmen von geringer Stärke und standen im Alter von 3 bis 7 Jahren. Untersucht wurden im ganzen 18 Gattungen in 36 Arten, und zwar:

I. Pinoideae-Abietineae: ***Araucaria columbaria* Hook., (?),[1] *A. excelsa* R. Br, ***Bidwillii* Hook., ***A. Cunnighamii* Sweet, ***Araucaria Rulei* F. Muell., *Dammara robusta* C. M., ***D. orientalis* Lmb., *Pinus Peuce* Grsb., *P. Pumilio* Hnk., *P. Cembra* L., *P. Pinea* L., *P. nigricans* Host, ***P. longifolia* Roxb., *Cedrus Libani* Barrel, *Picea Omorica* Panč., *Abies balsamea* Mill., *A. Cilicica* Ant. et Kotsch., *Cryptomeria japonica* Don.

Pinoideae-Cupressineae: *Callitris quadrivalvis* Vent., *Thujopsis dolabrata* S. et. Z., *Libocedrus decurrens* Torr., *Thuja orientalis* L., *Cupressus Uhdeana* Gord., ***C. funebris* Endl., *Chamaecyparis Nutkaënsis* Lindl. et. Gord., *Juniperus Sabina* L., *J. Virginiana* L., *J. excelsa* M. B., ***J. Bedfordiana* Hort.

II. Taxoideae-Podocarpeae: *Podocarpus chinensis* Sweet, *P. Thunbergii* Hook., ***P. macrophylla* Don, ***P., Nageia* R. Br.

Taxoideae-Taxeae. *Phyllocladus trichomanoides* Don., *Gingko biloba* L., *Torreya nucifera* S. et. Z.

Sämmtliche angeführte Sprosse waren hypotroph und ihre untere Hälfte ganz oder zum Theile als Rothholz ausgebildet, was sich durch die characteristische Färbung an der Schnittfläche des frisch gesammelten sowie auch des Alkoholmaterials überall gut zu erkennen gab. Nur an den seit 1894 in der Holzsammlung des pflanzenphysiologischen Institutes trocken aufbewahrten Stücken der javanischen Collection war der Farbenton ziemlich verblasst, trat aber auf Befeuchtung wieder deutlich hervor. Ich möchte gleich hier bemerken, dass diese Färbung, obwohl so constant auftretend, gleichwohl zu Verwechslungen Anlass geben könnte und zur Constatierung der Gegenwart von Rothholz allein nicht ausreichend ist. Das Kernholz kann nämlich genau denselben Farbenton aufweisen, wie ich z. B. bei *Juniperus Bedfordiana* Hort. dies beobachtete. Der mir vorliegende Spross war 24jährig. Die

[1] Soll vielleicht *A. columnaris* Hook heißen.

ersten 8 Jahrringe bildeten das Kernholz und waren von gleichmäßig rothbrauner Färbung. Gleichwohl war nur an der Unterseite dieser und der folgenden, den Splint bildenden Jahrringe Rothholz ausgebildet. In der oberen Hälfte rührte die Färbung von dem Inhalte der mit braungefärbten Harzmassen erfüllten Markstrahlen und Tracheiden her. Selbst bei *Buxus sempervirens* L. habe ich zu wiederholtenmalen in der unteren Hälfte der hypotrophen Jahrringe rothbraune, halbmondförmige Zonen beobachtet, ohne dass die Elemente dieser Seite dickwandiger oder überhaupt verschieden von denen der Oberseite gewesen wären.

Um daher sicher zu gehen, wurden sämmtliche Coniferen im Querschnitte und radialen Längsschnitte, einige auch im tangentialen Längsschnitte, untersucht. Dabei ergab sich, dass es sich in allen Fällen um typische Rothholzbildung handelte. Interessant ist die große Übereinstimmung und Gleichartigkeit im Bau des Rothholzes, die sich selbst bis auf die feinsten anatomischen Details erstreckte. In allen Fällen waren die Tracheiden des Rothholzes durch Dickwandigkeit und enges Lumen, sowie Abrundung ihrer Zellmembranen ausgezeichnet; ebenso war eine durch letzteren Umstand bedingte reichliche Intercellularenbildung vorhanden.

Auch die von Cieslar an der Fichte hervorgehobene Spiralstreifung der Tracheiden in allen Theilen des Jahrringes war in den allermeisten Fällen deutlich vorhanden. Eine Ausnahme davon machten nur *Gingko biloba*, *Dammara*- und *Araucaria*-Arten, sowie *Taxus baccata*.

Auch G. Kraus (Beiträge zur Kenntnis fossiler Hölzer, Halle 1882) hatte schon »besonders schöne Spiralstreifung in einem Kiefernast (II, S. 27), desgleich in einem schwach armdicken Ast von *Pinus Cembra* (II, S. 28) beobachtet, und dürfte ihm dabei jedenfalls Rothholz vorgelegen haben. Höchst charakteristisch ist ferner die Ausbildung der secundären Membran dort, wo Tüpfel sich befinden. Es tritt nämlich hier, wie bereits Hartig[1] dies für die Fichte constatiert hat, »die Wandung in einen über die Grenzen des Tüpfels sich beiderseits weit hinaus

[1] l. c., S. 167.

fortsetzenden Spalt auseinander.« Diese Spalten, richtiger gesagt, verdünnten Membranstellen verlaufen stets über dem Porus der Tüpfel und sind der unter einem Winkel von circa 45° ansteigenden Spiralstreifung parallel gestellt. Liegen die Tüpfel der im radialen Längsschnitte dem Beschauer zu- und abgewendeten Seiten einer Tracheide auf gleicher Höhe, so kreuzen sich die beiderseitigen Spalten im Bilde.

Wird die Tracheide dagegen angeschnitten, so sieht man, woferne der Schnitt im übrigen dünn genug ist, nur einen Spalt über jedem Tüpfel. An Tangentialschnitten erkennt man, dass auf beiden Seiten eines Tüpfels je ein Spalt über den Porus verläuft. Diese beiden Spalten sind einander parallel und müssen sich daher in der Flächenansicht, also im Radialschnitte, vollständig decken, während die Spalten zweier einander gegenüberliegender Tüpfel, wie erwähnt, sich kreuzen, wenn sie auf genau gleicher Höhe liegen. Bei den untersuchten *Araucaria*- und *Dammara*-Arten, sowie bei *Taxus baccata* ist unmittelbar der Porus in einen über die Grenzen des Hofes hinausreichenden Spalt ausgezogen. Wie im Weißholze, so treten auch im Rothholze Cellulose-Balken, oft in besonderer Mächtigkeit, wie z. B. bei einem untersuchten Spross von *Cupressus Uhdeana* auf. Einer durch sie bewirkten Aussteifung erscheinen aber die Rothholztracheiden wohl keineswegs bedürftig.

Am vollständigsten und schönsten sind die auf vorstehender Seite angeführten Eigenthümlichkeiten im Rothholze der untersuchten *Pinus*-Arten zu beobachten. Die Spiralstreifung ist außerdem besonders deutlich bei *Podocarpus*-Arten und *Larix*. *Taxus baccata*, wo sie, wie erwähnt, fehlt, zeigt dafür ein anderes merkwürdiges Verhalten. Während nämlich die Schraubenbänder im Weißholze, in ziemlich flachansteigenden Windungen verlaufen, sind die im Rothholze, speciell in den Frühjahrstracheiden, steil aufgerichtet und den spaltenförmigen Poren der Tüpfel parallel gestellt.

Die Intercellularen treten in allen Fällen anfangs mit großer Regelmäßigkeit in der Sechszahl an den Grenzen einer Tracheide auf, verschmelzen aber dann meist zu 2 bis 5 miteinander, wodurch größere Intercellularräume entstehen. Da dieses Ver-

schmelzen vorzugsweise in radialer Richtung vor sich geht, so trennen sich hier, wie schon Hartig[1] hervorhebt, die Tracheiden beim Schneiden sehr leicht in Reihen ab.

Infolge Abrundung und Auseinanderweichen der an die Markstrahlen beiderseits grenzenden Tracheiden bilden sich auch zwischen diesen und den Markstrahlzellen Intercellularen aus, welche die Markstrahlen bei oberflächlicher Betrachtung breiter als im Weißholze erscheinen lassen. Man betrachtet das Rothholz heute zumeist als mechanisches (=Festigungs-) Gewebe. Diesem Zwecke entspricht wohl die Dickwandigkeit der Tracheiden. Über die Bedeutung der Spiralstreifung und der Tüpfelspalten lässt sich wohl derzeit nichts angeben. Möglicherweise vergrößern diese die der Diffusion dienende Fläche.

Andererseits möchte ich auf einige interessante Erscheinungen hinweisen, welche beim Zerfall des Holzes beobachtet wurden, und vielleicht mit den hier besprochenen Eigenthümlichkeiten des Rothholzes in Zusammenhang stehen. In einer, aus dem Jahre 1864 stammenden Abhandlung, betitelt: »Über die Zerstörung der Hölzer an der Atmosphäre«, gibt Wiesner[2] eine Beschreibung und Abbildung eines vergrauten Fichtenholzes, an dem (im radialen Längsschnitte) »von den Tüpfeln aus Sprünge, entweder der Zellachse parallel, oder, was viel häufiger der Fall ist, in spiraliger Richtung verlaufen«. Auch bei Tubeuf[3] (Pflanzenkrankheiten, 1898) habe ich eine Abbildung eines durch *Polyporus Schweitzii* zerstörten Holzes von *Pinus silvestris* (nach R. Hartig) gefunden, bei dem gleichfalls Risse in der secundären Wand der Tracheide in spiraliger Richtung, über den Hoftüpfeln sich kreuzend verliefen. Ich will nicht behaupten, dass in diesen Fällen Rothholz vorgelegen habe, sondern nur darauf hinweisen, dass ein derartiger Zerfall in der Structur des Rothholzes und speciell in den beschriebenen Tüpfelspalten einen besonders geeigneten Ausgangspunkt haben dürfte.

[1] L. c., S. 164.
[2] L. c., S. 16.
[3] L. c., S. 50 f.

Auch bei Goeppert (Monographie der fossilen Coniferen, mit Berücksichtigung der lebenden. 1850) habe ich für einige recente und fossile Formen auffallende, anatomische Eigenthümlichkeiten angegeben gefunden, so unter anderen für *Pinus Massoniana* Lamb. aus Japan schiefe Längsspalten der Holzwandung in den dickwandigen Zellen (S. 51, Taf. II, Fig. 5), für *Cupressinoxylon fissum* Goeppert eine auffallende rothbraune Farbe des Holzes, schiefe Spalten der Tüpfel, schiefe Streifung der Wand (S. 200, Taf. 25, Fig. 4), Charaktere, die, wie wir gesehen haben, mit besonderer Regelmäßigkeit und Deutlichkeit dem Rothholze zukommen.

Der erste Jahrring geneigt erwachsener Coniferensprosse erscheint in der Regel, wie Wiesner[1] bemerkt, allseits gleich ausgebildet, oder nur schwach hypotroph. Auch Cieslar[2] konnte an schiefen oder horizontalen einjährigen Nadelholzsprossen Hypotrophie, sowie Rothholzbildung nicht beobachten. Für die Mehrzahl der von mir untersuchten Arten trifft dies gleichfalls zu. Doch habe ich in einigen Fällen auch an einjährigen Sprossen typische Rothholzbildung beobachtet. Der Jahrring war dann entweder hypotroph (in dem Sinne, dass die Tracheiden der Unterseite zahlreicher waren) und enthielt zugleich Rothholz, so z. B. *Picea excelsa* Lnk., *Pinus nigricans* Host, *Chamaecyparis Nutkaënsis* Lindl. et. Gord., oder es trat Rothholz an der Unterseite bei sonst allseits völlig gleicher Ausbildung des Jahrringes auf. Beispiele hiefür lieferten: *Picea Omorica* Panč. (Fig. 1, Taf. I) und *Taxus baccata* L. Mit Rücksicht auf die in letzterem Fall geschaffene Verschiedenheit von Ober- und Unterseite ist man wohl genöthigt, das Rothholz selbst als einen eigenen Typus der Heterotrophie aufzufassen.

Der anatomische Charakter des Rothholzes im ersten Jahrring war mit geringen Abweichungen schon derselbe, wie in späteren Vegetationsperioden. Nur die Intercellularenbildung war noch wenig vorgeschritten und die Rothholzbildung erstreckte sich niemals über die ganze Breite des Jahrringes,

[1] Unters. über den Einfluss der Lage auf die Gestalt der Pflanzenorgane. I. Die Anisomorphie der Pflanze. Diese Sitzungsberichte, Bd. CI, 1892, S. 23.

[2] Separatabdruck aus dem Centralblatt für das gesammte Forstwesen, 1896, S. 17.

sondern setzte erst in einiger Entfernung vom Marke, im Sommerholze ein.

Die Hypotrophie der Coniferen ist, wie wir gesehen haben, stets mit Rothholzbildung combiniert. Dass auch die an Coniferensprossen nicht seltene Exotrophie mit dem Auftreten von Rothholz verbunden ist, haben Cieslar's Umbiegungsversuche mit Fichten dargethan, wo an den verticalen Seitentrieben das verstärkt gewachsene Außenholz als Rothholz ausgebildet war.[1] Ich selbst habe zahlreiche der bekannten hängenden Langtriebe der Lärche untersucht, und in allen Fällen, auch an streng vertical nach abwärts gewachsenen, stets die von der relativen Mutterachse abgewendete Seite durch zahlreichere Elemente und Rothholzbildung gefördert gefunden. Auch hier betraf die einseitige Förderung nicht selten schon den ersten Jahrring.

Die einseitige Förderung des Holzkörpers der Coniferen entspricht bekanntlich häufig einer Combination von Hypotrophie und Exotrophie. An Sprossen höherer Ordnung kann dann die Symmetrie-Ebene von der Verticalen auch abweichen. In solchen Fällen sind auch die Rothholzzonen seitlich verschoben und hier am stärksten entwickelt. Die in Vermehrung der Elemente bestehende einseitige Förderung ist also stets mit Rothholzbildung combiniert; dagegen kann, wie die angeführten einjährigen Sprosse lehren, die Heterotrophie auch in Rothholzbildung allein sich äußern. Dass das Auftreten von Rothholz nicht ausschließlich an die durch Vermehrung der Elemente gegebene Heterotrophie gebunden ist, beweist auch das Vorkommen desselben an der Oberseite geneigter Coniferensprosse. Entweder handelt es sich dabei um ein Übergreifen der Rothholzzonen von der Unterseite auf die Oberseite, wie ich dies bei *Chamaecyparis Nutkaënsis*, *Cupressus Uhdeana*, *Tsuga canadensis* beobachtete, oder es kommt Rothholz ganz isoliert in der oberen Hälfte eines Jahrringes zur Entwickelung wie bei *Thuja orientalis*, *Juniperus Sabina*, *Podocarpus Thunbergii*, *Dammara robusta*. Stets führt aber auch in diesem

[1] Wiesner, Experimenteller Nachweis paratonischer Trophien beim Dickenwachsthum des Holzes der Fichte. Sonderabdruck aus den Ber. der deutschen bot. Ges., 1896, Bd. XIV, Heft 5, S. 183.

Falle die untere Hälfte dieses Jahrringes zahlreichere Tracheiden und ist ganz oder zum Theile als Rothholz ausgebildet, so dass der hypotrophe Gesammtcharakter des Jahrringes, beziehungsweise Sprosses gewahrt bleibt.

Nach unseren dermaligen Kenntnissen ist die Rothholzbildung auf die Coniferen beschränkt. Einer zum Theil ähnlichen Ausbildung gewisser Elemente der geförderten Seite habe ich bei *Rhus Cotinus* Erwähnung gethan. Von dem Gedanken geleitet, dass man ein Analogon zum Rothholze am ehesten bei jenen wenigen dicotylen Holzgewächsen antreffen könnte, welche im Bau ihres Holzkörpers mit den Coniferen übereinstimmen, gieng ich an die Untersuchnng von *Drimys Winteri* Forst, deren Holz bekanntlich nur aus Tracheiden besteht. Herr Director v. Wettstein hatte die Güte, mir Material aus dem botanischen Garten in Berlin beschaffen zu lassen. Leider hatte man aber vergessen, die Sprosse vor der Absendung zu markieren. Auch zeigten dieselben keinerlei Heterotrophie. Vielleicht kann ich später an geeigneterem Material die Sache weiter verfolgen.

B. Wurzelholz.

Dass auch unterirdische geneigte Sprosse excentrisches Dickenwachsthum des Holzkörpers zeigen, ist schon seit geraumer Zeit bekannt. Hugo v. Mohl[1] fand, dass an Seitenwurzeln in der Nähe ihrer Insertion stets die obere Hälfte gefördert sei, und glaubt annehmen zu dürfen, dass in größerer Entfernung das Verhältnis sich umkehre. Nach Kny[2] erfolge nur an Wurzeln, die theilweise oberirdisch verlaufen, die einseitige Förderung des Holzkörpers im selben Sinne, wie an den oberirdischen Sprossen derselben Pflanze. Im allgemeinen könne aber von einer typischen Epi- oder Hypotrophie der Wurzel überhaupt nicht die Rede sein. Wiesner[3] hatte bei seinen früheren Studien nur Wurzeln mit hypotrophem Charakter aufzufinden vermocht. Später beobachtet er auch starke

---

[1] Einige anatomische und physiologische Bemerkungen über das Holz der Baumwurzeln. Bot. Zeitung, 1862, S. 273 ff.

[2] Über das Dickenwachsthum des Holzkörpers etc. Berlin, 1882, S. 53.

[3] Anisomorphie, S. 29.

Epitrophie der Wurzel. Auf Grund des von ihm gesammelten und mir für weitere Studien gütigst überlassenen reichen Materiales komme ich zu dem Schlusse, dass alle Wurzeln, sowohl von Coniferen als von Dicotylen-Holzgewächsen, die in geringer Bodentiefe, oder theilweise vom Erdreich entblößt, geneigt verlaufen, in der Nähe der Insertion stets, oft sogar enorm epitroph entwickelt sind. Diese Epitrophie nimmt mit der Zunahme der Entfernung von der Ursprungsstelle continuierlich ab, wenngleich sie sich oft auf größere Distanzen, allerdings geschwächt, erhalten kann. In großer Entfernung von der Insertion geschnittene Wurzeln erweisen sich als hypotroph. Welche Umstände diesen Wechsel der Heterotrophie an ein und derselben Wurzel bedingen, ist noch gänzlich unklar, zumal gerade hinsichtlich des Zeitpunktes, beziehungsweise der Entfernung, in der dieser Umschwung eintritt, große Verschiedenheiten sich zeigen. Zur Erläuterung des Gesagten lasse ich meine Beobachtungen folgen. Die Excentricitätsgrößen sind hier, wie auch später, in Form eines Bruches (dessen Zähler und Nenner die oberseitige, beziehungsweise unterseitige Holzdicke angeben) und zum Theile in nur relativen Größen angeführt.

Ulmus campestris L. Seitenwurzel ersten Grades:

5 *cm* von der Insertion sehr stark epitroph $\left(\frac{46}{24}\right)$.

25 *cm* von der Insertion stark epitroph .... $\left(\frac{32}{24}\right)$,

28 *cm* von der Insertion epitroph .... $\left(\frac{30}{24}\right)$.

Eine zweite Wurzel: 14 *cm* von der Insertion epitroph,
23 *cm* » » » hypotroph.
Eine dritte Wurzel: 6 *cm* » » » epitroph,
18 *cm* » » » hypotroph.

Sophora japonica L. Seitenwurzel ersten Grades: 30 *cm* von der Insertion epitroph. Eine zweite Wurzel: 150 *cm* von der Insertion epitroph; zwei Gabeläste, in welche sich die Wurzel verzweigte, hypotroph.

Carpinus Betulus L. Fünf Wurzeln, je circa 1 *m* von der Insertion geschnitten, hypotroph.

Pinus silvestris L.:

Wurzel I: 40 *cm* von der Insertion epitroph . . . $\left(\frac{130}{100}\right)$ *mm*,

66 *cm* » » epitroph . . . $\left(\frac{100}{80}\right)$ *mm*.

Wurzel II: 20 *cm* » » epitroph . . . $\left(\frac{80}{68}\right)$ *mm*,

30 *cm* » » epitroph . . . . $\left(\frac{70}{60}\right)$ *mm*.

Wurzel III: 60 *cm* » » hypotroph.

Wurzel IV (theilweise freiliegend): 50 *cm* von der Insertion hypotroph.

Picea excelsa Lnk.:

Wurzel I: 50 *cm* von der Insertion epitroph . . . . $\left(\frac{160}{55}\right)$ *mm*,

73 *cm* » » epitroph . . . . $\left(\frac{110}{80}\right)$ *mm*.

Wurzel II: 15 *cm* » » epitroph . . . . $\left(\frac{125}{9}\right)$ *mm*,

45 *cm* » » epitroph . . . . $\left(\frac{77}{20}\right)$ *mm*.

Wurzel III: 12 *cm* » » epitroph . . . . $\left(\frac{82}{4}\right)$ *mm*,

37 *cm* » » epitroph . . . . $\left(\frac{47}{15}\right)$ *mm*.

Wurzel IV: 20 *cm* » » epitroph . . . . $\left(\frac{120}{25}\right)$ *mm*,

40 *cm* » » epitroph . . . . $\left(\frac{90}{30}\right)$ *mm*.

Wurzel V: 80 *cm* » » hypotroph . . $\left(\frac{80}{100}\right)$ *mm*,

97 *cm* » » hypotroph . . $\left(\frac{60}{100}\right)$ *mm*.

Wurzel VI: 90 *cm* » » isotroph . . . . $\left(\frac{70}{70}\right)$ *mm*,

117 *cm* » » hypotroph . . $\left(\frac{50}{60}\right)$ *mm*.

Wurzel VII (theilweise freiliegend): 70 *cm* von der Insertion hypotroph.

Wurzeln von *Gingko biloba* L., *Salix* sp., *Pirus communis* L., *Citrus medica* L., *Eugenia Ugnii* Hook et Arn., *Eriobotrya japonica* Lindl., *Goldfussia isophylla* N., nächst der Insertion geschnitten, sämmtlich epitroph.

Als eine besondere Art excentrisch gebauter Wurzeln kennt man schon seit einiger Zeit die sogenannten Tafel- oder Bretterwurzeln,[1] wie solche von *Ficus elastica*, *Sterculia-*, *Canarium-*, *Parkia-* und *Quercus*-Arten des Tropenwaldes bekannt wurden. Die Meinung jedoch, als wären diese Bildungen nur den Tropen eigen, ist durchaus unzutreffend. Auch unsere einheimischen Holzgewächse bilden nicht selten typische Bretterwurzeln, wenn auch begreiflicherweise von bescheideneren Dimensionen, als sie der Tropenwald aufweist.

Hofrath Wiesner sammelte im Sommer 1896 in Kirchdorf im oberösterreichischen Kremsthale wahrhaft prächtige Exemplare von Bretterwurzeln der *Fagus silvatica* L., von denen ich die schönsten Exemplare einer genaueren Messung und Untersuchung unterzog. Wurzel I war nächst der Insertion 90 *mm* hoch und durchschnittlich 20 *mm* breit. Das organische Centrum lag nahezu 80 *mm* von der oberen Kante, 10 *mm* von der unteren Kante entfernt (Excentricität $= \frac{8}{1}$). Es waren circa 45 Jahrringe zu zählen; davon umgriffen nur die ersten 10 allseits das Mark, die späteren setzten sämmtlich unterseits aus. An dem von der Insertion entfernteren Ende betrug die Excentricität noch immer $\frac{42}{7}$ *mm* (bei einem Abstande von 185 *mm* der beiden Schnittflächen). Der Verlauf der Markstrahlen war ein derartiger, dass jeder Markstrahl sämmtliche Jahrringsgrenzen senkrecht traf. Wurzel II zeigte folgende Verhältnisse (Fig. 2, Taf. I): Schnittfläche nahe der Insertion 87 *mm* hoch, 20 *mm* breit, Excentricität $= \frac{86}{1 \cdot 5}$ *mm* $= \frac{57}{1}$ (!).

[1] Kerner, Pflanzenleben, I, S. 725. Schimper, Pflanzengeographie, S. 327.

Es waren 52 Jahrringe vorhanden; davon umgriffen nur vier allseits das Mark; alle übrigen setzten auf der Unterseite, sich successive auskeilend, aus. Gegen die Rinde zu waren die Grenzen der Jahrringe makroskopisch nicht mehr zu erkennen, sodass dort das Holz, wie aus der Abbildung auch ersichtlich, einen homogenen Charakter zeigt. Die Heterotrophie der Wurzel kann also in extremen Fällen sich nicht nur in der Bildung schmälerer Jahrringe an der nicht geförderten Seite, sondern selbst in der völligen, zeitweiligen Sistierung der auf die Holzbildung gerichteten cambialen Thätigkeit dieser Seite äußern. Die Erscheinungen, welche an Wurzeln, die unter abnormen Verhältnissen, z. B. unter Druck, gewachsen waren, auftreten, dürfen damit nicht verwechselt werden.

Wie Frank[1] gezeigt hat, kommen unter solchen Umständen unvollständige Jahrringe dadurch zustande, dass an den Druckseiten eine Gliederung des Holzgewebes in Jahrringe nicht stattfindet. Diese cambiale Thätigkeit ist mithin hier nur modificiert, nicht aber unterbrochen. Haberlandt,[2] der in seiner physiologischen Pflanzenanatomie eine Abbildung einer Bretterwurzel der *Parkia africana* gibt, konnte nicht entscheiden, ob »in dem vorliegenden Falle bei so stark excentrischem Dickenwachsthum sämmtliche Jahrringe ringsum geschlossen seien, oder sich nicht zum Theile nach unten auskeilen«.

Im Wienerwalde hatte ich selbst des öfteren Gelegenheit, an der hier so häufigen *Fagus silvatica* Bretterwurzeln und durch sie hervorgerufene Bildung einspringender Nischen an der Stammbasis zu beobachten. Herrn Privatdocenten Dr. Figdor verdanke ich 10 Stücke von ihm bei Leopoldskron in der Nähe von Salzburg gesammelter Coniferenwurzeln, und zwar sieben von Fichten, drei von Föhren stammend. Dieselben waren in dem dortigen Moorboden erwachsen und sämmtlich mehr minder brettförmig ausgebildet. Sie wurden allerdings in einem anderen Zusammenhange, schon auf S. 44 dieser Arbeit erwähnt. Ich möchte hier auf die unter *Picea excelsa* angeführten zwei Exemplare derselben Nr. II und III besonders aufmerksam machen, welche typische Bretterwurzeln repräsentieren.

1 Krankheiten der Pflanzen, 1880, S. 17 f.

2 L. c., S. 514.

Wurzel II: Excentricität $= \frac{125}{9}$ (!) *mm.*

Wurzel III: Excentricität $= \frac{82}{4}$ (!) *mm* Fig. 3, Taf. I.

Auch hier, speciell bei erstgenannter Wurzel, war die Auskeilung der Jahrringe an der Unterseite sehr schön zu beobachten. Fig. 4, Taf. I.

Wie aus dieser Abbildung hervorgeht, kann aber auch auf einen aussetzenden Jahrring wieder ein geschlossener, oder doch tiefer sich auskeilender folgen. Die Fälle von Bretterwurzelbildung bei unseren Holzgewächsen sind mit den angeführten Beispielen noch keineswegs erschöpft. Stark excentrische, bretterförmige Wurzeln habe ich beispielsweise auch bei *Alnus glutinosa* Grtr., *Populus tremula* L., *Quercus pedunculata* Ehrh., *Crataegus Oxyacantha* L., *Sorbus* sp. etc. beobachtet. Auch bei *Carpinus Betulus* L. ist die Tendenz zur brettförmigen Ausbildung der Wurzeln gewiss schon manchem aufgefallen. Des Vergleiches halber lasse ich noch eine Gegenüberstellung der Excentricitätsgrößen einiger tropischer und einheimischer Bretterwurzeln folgen:

Quercus sp.:[1]

Excentr. $= \frac{240}{7}$ *mm* $= \frac{34}{1}$

Canarium commune:[2]

Excentr. $= \frac{145}{15}$ *mm* $= \frac{9·6}{1}$

Ficus sp.:[3]

Excentr. $= \frac{225}{24}$ *mm* $= \frac{9}{1}$

Parkia africana:[4]

Excentr. $= \frac{920}{190}$ *mm* $= \frac{5}{1}$

Fagus silvatica:

Excentr. $= \frac{86}{1·5}$ *mm* $= \frac{57}{1}$

Picea excelsa:

a) Excentr. $= \frac{82}{4}$ *mm* $= \frac{20}{1}$

b) Excentr. $= \frac{125}{9}$ *mm* $= \frac{14}{1}$

Alnus glutinosa:

Excentr. $= \frac{65}{20}$ *mm* $= \frac{3}{1}$

[1] Von Wiesner auf Java gesammelt.

[2] Von Wiesner auf Java gesammelt.

[3] Aus dem botanischen Museum der Wiener Universität.

[4] Nach Haberlandt, Physiolog. Pflanzenanatomie, S. 514.

Gehen wir nun auf die anatomischen Verhältnisse der Wurzelholz-Heterotrophie über. An den untersuchten Dicotylenwurzeln hatte ganz allgemein der Holzkörper der geförderten Seite auch zahlreichere und weitlumigere Gefäße. Als gute Beispiele führe ich an: *Citrus medica* L., *Pirus communis* L., *Ulmus campestris* L., *Sophora japonica*. Bei letzterer verhielt sich die (in radialer Richtung gemessene) Lumenweite der Gefäße an der Oberseite zu der an der Unterseite wie 3 : 1·5. Auch eine Förderung der einzelnen Markstrahlen war nicht selten zu beobachten; sehr auffällig unter andern bei *Aucuba japonica* Thb. (hypotropher Holzkörper), *Philadelphus coronarius* L. und *Eriobotrya japonica* Lindl. (beide mit epitrophem Holzkörper). Die untersuchten Coniferenwurzeln zeigten mit Ausnahme zweier später zu besprechenden Fälle eine analoge Förderung, welche sich in Vermehrung der Tracheiden und Vergrößerung ihrer Lumenweite an der geförderten Seite äußerte. Der anatomische Charakter der Wurzel-Heterotrophie der Coniferen ist also in der Regel von dem ihrer Spross-Heterotrophie sehr verschieden. Die untersuchten Wurzeln stammen zum überwiegenden Theile aus dem Garten der k. k. forstlichen Versuchsanstalt in Mariabrunn und waren in durchwegs geringer Tiefe gewachsen. Die Beobachtungen bezogen sich auf:

1. *Abies cephalonica* Loud., weit von der Insertion geschnitten, hypotroph. Tracheiden der Unterseite zahlreicher und bedeutend weitlumiger. (Fig. 6, 7, Taf. II.)

2. *Abies pectinata* D. C. Nahe der Insertion geschnitten, epitroph. Tracheiden der Oberseite zahlreicher und weitlumiger.

3. *Thuya gigantea* Nutt., weit von der Insertion geschnitten, hypotroph; Tracheiden der Unterseite zahlreicher und weitlumiger.

Ferner Wurzeln von: *Juniperus Virginiana* L (hypotroph), *J. communis* L. (hypotroph), *Thuja occidentalis* L. (hypotroph), *Pinus silvestris* L. (hypotroph), *Picea excelsa* Lnk. (hypotroph), *Taxus baccata* L. (hypotroph), *Pinus Laricio* Poir. (epitroph, weil nahe der Insertion geschnitten). In allen Fällen enthielt die geförderte Seite zahlreichere und weitlumigere Tracheiden als die Gegenseite.

Diese Ergebnisse konnten die Meinung erwecken, als bilde die Wurzel der Coniferen niemals das für die oberirdischen Sprosse derselben so charakteristische Rothholz aus. Hartig[1] ist der Ansicht, dass das Rothholz (als Festigungsgewebe) überhaupt da nicht zur Ausbildung gelange, wo es bedeutungslos sein würde; daher zeige das Wurzelholz in gewisser Entfernung vom Wurzelstock nur Leitungs- und Speicherungsgewebe. Zweifellos ist aber auch die Wurzel mechanisch in Anspruch genommen und unter normalen Verhältnissen einem allseits gleich wirkenden radialen Drucke ausgesetzt. Pflichtet man der Ansicht bei, dass Rothholzbildung nur bei einseitig wirkendem Druck erfolge, so würde man allerdings das Ausbleiben der Rothholzbildung an Wurzeln bei allseitiger Druckwirkung, also unter normalen Verhältnissen, begreifen können. Es ist aber nicht einzusehen, warum nicht auch Wurzeln sich unter den für die Rothholzbildung angenommenen Bedingungen befinden könnten. Dass typisches Rothholz auch an Wurzeln gebildet wird, kann ich durch zwei Beispiele belegen, die ich in der Holzsammlung des pflanzenphysiologischen Institutes fand.

Der erste Fall betrifft ein Exemplar einer geneigt erwachsenen Wurzel von *Pinus Pumilio* Hnk.; der Querschnitt zeigt ovale Begrenzung, der Holzkörper war deutlich hypotroph ausgebildet $\left(\frac{10}{20}\right)$ *mm*. Rothholz war schon makroskopisch an der Unterseite zu erkennen und erstreckte sich vom zweiten bis inclusive 27. Jahrring. Mit diesem Jahrringe brach die Rothholzbildung ganz plötzlich ab. Der 28. wie die folgenden Jahrringe enthielt keine Spur von Rothholz mehr; die Tracheiden ihrer unteren geförderten Hälften waren vielmehr wieder (wie bei den S. 48 erwähnten Coniferenwurzeln) weitlumiger als die ihrer correspondierenden oberen Hälften.

Der Charakter des Rothholzes ist hier, die nur schwache Intercellularenbildung ausgenommen, derselbe wie etwa im correspondierenden Astholze. An radialen Längsschnitten waren die Dickwandigkeit der Tracheïden, das Auseinanderweichen der

[1] L. c., S. 99.

Mittellamelle, die Streifung, sowie die Tüpfelspalten sehr schön zu beobachten (Fig. 5, Taf. I). Aufgefallen ist mir auch eine sonst nicht beobachtete wellenförmige Contourierung des Lumens der Tracheiden. Zu bemerken wäre noch, dass auch hier die Rothholzbildung in einzelnen Jahrringen auf die Oberseite übergreift. Der zweite Fall betrifft eine Wurzel von *Juniperus communis*. Die Etikette trug den Vermerk: »auf Felsen gewachsen«. Der Holzkörper war gleichfalls hypotroph, zum Theil war die Förderung eine etwas seitliche. Die Rothholzbildung erfolgte in demselben Sinne. Die späteren, nicht Rothholz führenden Jahrringe zeigten wiederum die im vorigen Falle geschilderte Ausbildung. Von einer etwa auf Druck zurückzuführenden Deformation der Wurzel war durchaus nichts zu bemerken.

Nachdem aber beim Zustandekommen der Rothholzbildung an letztgenanntem Object dennoch möglicherweise Druckverhältnisse betheiligt waren, untersuchte ich einige durch Druck verursachte Zwangsformen von Coniferenwurzeln auf Rothholzbildung. Die Untersuchungen betrafen einige, in Felsspalten des Helenenthales bei Baden gewachsene Wurzeln von *Pinus nigricans* Host. Dieselben waren von unten, rechts und links einem Drucke ausgesetzt, daher flachgedrückt, oberseits dagegen frei. Von Rothholzbildung war jedoch keine Spur zu beobachten.[1]

Fassen wir die beim Studium der anatomischen Verhältnisse der Holz-Heterotrophie gewonnenen Resultate hier kurz zusammen, so ergeben sich drei Typen der anatomischen Ausprägung der Heterotrophie, welche ein sehr verschiedenes Verbreitungsgebiet aufweisen.

Typus I. Gefäße, beziehungsweise Tracheiden der geförderten Seite zahlreicher und weitlumiger, Markstrahlen zahlreicher und bisweilen auch breiter: Mehrzahl der epitrophen und hypotrophen Dicotylensprosse und -Wurzeln, sowie die meisten Coniferenwurzeln.

[1] Während der Drucklegung dieser Arbeit fand ich gelegentlich einer Excursion nach Mödling noch einen dritten Fall ausgesprochener Rothholzbildung an der Unterseite einer hypotrophen, circa 16 jährigen Wurzel von *Pinus nigricans* Host. Das betreffende Stück wurde circa 1·5 *m* von der Insertion, an einer Stelle, wo die Wurzel nahezu horizontal verlief und vollkommen freilag, geschnitten.

Typus II. Tracheïden der geförderten Seite zahlreicher, aber infolge Rothholzbildung dickwandiger und englumiger: Alle mehrjährigen, seltener auch einjährige geneigte Coniferensprosse, bisweilen auch Coniferenwurzeln.

Typus III. Tracheïden der geförderten (Unter-) Seite dickwandiger und englumiger (Rothholz): Einzelne einjährige Coniferensprosse.

Eine Sonderstellung nimmt die Hypotrophie von *Rhus Cotinus* ein, welche durch zahlreichere und weitlumigere Gefäße, aber dickwandigeres und englumigeres Libriform an der geförderten Seite ausgezeichnet ist.

Heterotrophie der Rinde.

A. Oberirdische Sprosse.

Die erste diesbezügliche Beobachtung rührt, wie erwähnt, von Wiesner her, der 1868 eine, allerdings erst unter dem Mikroskop demonstrierbare, parallel der Hypotrophie des Holzes gehende Hypotrophie der Rinde bei *Aesculus* constatierte. Auch Kny[1] hat später in einigen Fällen eine der einseitigen Förderung des Holzkörpers gehende Förderung der Rinde beobachtet, z. B. bei *Rhododendron hirsutum*, *Corylus Avellana,* legt ihnen aber keine Bedeutung bei. Es folgte 1892 die Auffindung der Epitrophie der Rinde bei *Tilia*, und 1894 ganz allgemein bei Tiliaceen und Anonaceen durch Wiesner. Genannter Forscher spricht selbst die Vermuthung aus, dass diese Eigenthümlichkeit möglicherweise auch in anderen Familien vorkomme, worauf ja die Beobachtung an *Aesculus* hindeute.

Auf Grund meiner Untersuchungen bin ich in der Lage, constatieren zu können, dass eine parallel der Heterotrophie des Holzes gehende Heterotrophie der Rinde eine an jungen Sprossen und Wurzeln von Dicotylen nicht seltene Erscheinung ist, dass diese Heterotrophie der Rinde jedoch hier nicht, wie bei den Tiliaceen und Anonaceen, constant beibehalten wird, sondern in späteren Altersstadien wieder ausgeglichen wird. Zunächst sei es mir gestattet, noch einige weitere, neue Belege für die Epitrophie der Tiliaceen und Anonaceen

[1] L. c., S. 17, 58.

zu erbringen. Ein prächtiges Beispiel, wohl das beste bisher bekannt gewordene, fand ich in der Holzsammlung des pflanzenphysiologischen Institutes an der Tiliacee: *Muntingia Calabura* L. Die Excentricität des Holzkörpers beträgt $\frac{20 \cdot 2}{9}$ *mm*, das Verhältnis von oberseitiger und unterseitiger Rindendicke ist durch 3·5:1 *mm* gegeben (Fig. 10, Taf. II).

Die Excentricität der Rinde ist also in diesem Falle bedeutend größer als die des Holzes, ein Fall, den ich nur noch ein einzigesmal, an einer Wurzel von *Dictamnus albus* L. beobachtete.

Als weitere Belege führe ich an:

Tiliaceen.

Tilia americana L.: Rinde $= \frac{40}{15}$ *mm*, Holz $= \frac{40}{13}$ *mm*; ein zweites Exemplar: Rinde $= \frac{55}{40}$ *mm*, Holz $= \frac{38}{21}$ *mm*.

Tilia argentea D. C.: Rinde $= \frac{40}{20}$ *mm*, Holz $= \frac{25}{13}$ *mm*.

**Elaeocarpus bifidus* Hook. et Arn.: Rinde $= \frac{35}{25}$ *mm*.[1]

**Elaeocarpus macrophyllus* Bl.: Rinde $= \frac{20}{19}$ *mm*.

Anonaceae.

**Anona muricata* L.: Rinde $= \frac{20}{15}$ *mm*; ein zweites Exemplar. Rinde $= \frac{2 \cdot 0}{1 \cdot 4}$ *mm*, Holz $= \frac{80}{50}$ *mm*.

**Polyalthia latifolia* (?): Rinde $= \frac{30}{17}$ *mm*.

**Orophea Diepenhorstii* Scheff: Rinde $= \frac{32}{26}$ *mm*.

Bemerkenswert erscheint mir auch ein Umstand, auf den ich bei *Tilia grandifolia* Ehrh. aufmerksam wurde. Während nämlich die Excentricität des Holzkörpers mit dem Alter des Sprosses zunimmt, erreicht die Excentricität der Rinde schon

[1] Hier, sowie bei den folgenden Sprossen wurde die Epitrophie des Holzkörpers nicht speciell gemessen.

in einem sehr frühen Altersstadium ihr Maximum, und nimmt dann sogar ab, allerdings ohne völlig zu verschwinden. Zum Vergleich diene folgende Tabelle:

Tilia grandifolia. Ehrh.

Ein eben zweijähriger Spross, horizontal gewachsen:

$$\text{Rinde} = \frac{16}{10} = \frac{1\cdot 6}{1}, \quad \text{Holz} = \frac{20}{13} = \frac{1\cdot 5}{1}.$$

Ein dreijähriger Spross, horizontal gewachsen:

$$\text{Rinde} = \frac{56}{59} = \frac{1\cdot 9}{1}, \quad \text{Holz} = \frac{52}{24} = \frac{2\cdot 1}{1}.$$

Ein vierjähriger Spross, horizontal gewachsen:

$$\text{Rinde} = \frac{37}{16} = \frac{2\cdot 3}{1}, \quad \text{Holz} = \frac{40}{17} = \frac{2\cdot 3}{1}.$$

Ein vierzehnjähriger Spross, horizontal gewachsen (Angabe nach Wiesner):[1]

$$\text{Rinde} = \frac{4\cdot 5}{2\cdot 4} = \frac{1\cdot 8}{1}, \quad \text{Holz} = \frac{13\cdot 8}{5\cdot 5} = \frac{2\cdot 5}{1}.$$

Ob nicht auch bei den anderen Tiliaceen oder Anonaceen diese Erscheinung zu beobachten ist, konnte ich derzeit nicht in Erfahrung bringen, da mir von denselben nicht genügend verschiedenalterige Sprosse zur Verfügung standen. Heterotrophie der Rinde wurde außer bei Tiliaceen und Anonaceen noch bei einer ganzen Reihe von Pflanzen, die zum Theile sehr verschiedenen Familien angehören, von mir beobachtet. Dieselben sind im Nachfolgenden angeführt.

Juglandaceae.

Juglans regia L., Holz und Rinde hypotroph. Rinde $= \frac{24}{28}$ (dreijährig).

Juglans cinerea L., Holz und Rinde heterotroph.

Carya alba Nutt } Holz und Rinde heterotroph.
Carya tomentosa Nutt }

[1] Anisomorphie, S. 22.

Pterocarya caucasica C. A. M., dreijährig, Holz und Rinde epitroph. Rinde $= \frac{25}{18}$.

Platycarya strobilacea Sieb. et Zucc., zweijährig, Holz und Rinde hypotroph. Rinde $= \frac{20}{25}$.

Ich möchte hiezu bemerken, dass nach Wiesner[1] *Pterocarya fraxinellifolia* an stark geneigten Sprossen nur oberseits Adventivknospen entwickelt.

Anacardiaceae.

Rhus Cotinus L., Holz und Rinde hypotroph.

Dreijährig ....Rinde $= \frac{10}{14}$.

Vierjährig ....Rinde $= \frac{12}{16}$.

Zwölfjährig ....Rinde $= \frac{17}{20}$.

Rhus Toxicodendron L., Holz und Rinde hypotroph, dreijährig: Rinde $= \frac{10}{18}$.

Rhus crenata Thunb., Holz und Rinde hypotroph, sechsjährig: Rinde $= \frac{10 \cdot 5}{14}$.

Rhus radicans L., Holz und Rinde hypotroph. Rinde $= \frac{11}{17}$.

Rhus typhina L., Holz und Rinde heterotroph.

Oleaceae.

Ligustrum vulgare L., Holz und Rinde epitroph, vierjährig: Rinde $= \frac{14}{10}$.

Syringa vulgaris L., Holz und Rinde hypotroph, zweijährig: Rinde $= \frac{17}{20}$.

---

[1] Anisomorphie, S. 32.

Pomaceae.

Crataegus coccinea L., Holz und Rinde epitroph, sechsjährig: Rinde $= \frac{20}{18}$.

Tamaricaceae.

Tamarix gallica L., Holz und Rinde epitroph.

Zweijährig . . . . Rinde $= \frac{14}{10}$.

Dreijährig . . . . Rinde $= \frac{16}{10}$.

Sechsjährig . . . . Rinde $= \frac{33}{23}$.

Nach Wiesner[1] ist *Tamarix gallica* auch durch epitrophe Verzweigung ausgezeichnet.

Loranthaceae.

Viscum orientale Willd.; nahe der Insertion Holz und Rinde hypotroph ausgebildet. Holz $= \frac{30}{65}$, Rinde $= \frac{15}{20}$.

Magnoliaceae.

Magnolia ferruginea var. *grandiflora*, Holz und Rinde heterotroph.

Die angeführten Sprosse entstammten theils der Sammlung des pflanzenphysiologischen Institutes, theils (und zwar jene, bei denen der Charakter der Heterotrophie mangels einer Markierung angegeben werden konnte) der Sammlung des k. u. k. naturhistorischen Hofmuseums in Wien.

Der anatomische Charakter der Rinden-Heterotrophie ist gleich dem der Holz-Heterotrophie im allgemeinen durch eine Vermehrung der Elemente, weniger durch eine Vergrößerung einzelner derselben gekennzeichnet. Die Förderung betrifft auch nicht alle Elemente des Rindenkörpers in gleichem Grade. Von den außerhalb des Verdickungsringes gelegenen Gewebsschichten erfährt der Phloem- (inclusive Bast-) Theil

---

[1] Der Lichtwuchs der Holzgewächse. Separatabdruck aus dem Centralblatt für das ges. Forstwesen, 1897, S. 13.

und die verbindenden Rindenmarkstrahlen stets eine mächtige Förderung, desgleichen die außerhalb der Gefäßbündel gelegenen Grundgewebsantheile. Eine auffällige Förderung des Hautgewebes habe ich nur in einem Falle beobachtet, der später zur Besprechung gelangen wird.

Sehr instructive Beispiele für die geschilderten Verhältnisse liefern die meisten Tiliaceen und Anonaceen. Der Bau der Rinde ist bekanntlich bei den meisten derselben ein derartiger, dass sich die Basttheile der Gefäßbündel keilförmig nach außen verschmälern, während zwischen ihnen umgekehrt die primären Markstrahlen in derselben Richtung sich verbreitern. Die Grundlinien der auf diese Weise abwechselnden Dreiecke oder Keile verhalten sich bei *Tilia grandifolia* beispielweise, oberseits und unterseits gemessen, wie 3:1. Die Bastbündel scheinen dadurch auf der Oberseite mehr zu divergieren, auf der Unterseite enger zu stehen. Die Förderung der Bastbündel wolle man aus nachstehenden Daten ersehen.

Zahl der Bastbündelreihen durch die obere, beziehungsweise untere Rindenbreite.

	Oben	Unten
Tilia parvifolia Ehrh.	23	17
Tilia grandifolia Ehrh.	8	6
* *Corchorus* sp.	7	4[1]
* *Polyalthia latifolia* (?)	16	8
* *Polyalthia littoralis* H. et B.	10	6
* *Polyalthia affinis* T. et B.	18	12
* *Polyalthia stigmaria* H. et B.	17	14
* *Orophea hexandra* Bl.	10	3
* *Orophea Diepenhorstii* Scheff.	22	15
* *Guatteria spathulata* T. et B.	13	7
* *Unona discolor* Vahl.	23	17
* *Unona Siam* (?)	30	21
Muntingia Calabura L.	50	28

[1] Fig. 8, 9 (Taf. II).

Interessant ist, dass, wie Gehmacher[1] gezeigt hat, auf experimentellem Wege, nämlich durch verminderten Rindendruck, sich einseitig eben eine solche Vermehrung der Bastelemente hervorrufen lässt. Besondere Erwähnung verdient noch der früher erwähnte Fall der Förderung des Hautgewebes, welchen ich in ausgeprägter Weise bei *Tilia grandifolia* und *T. parvifolia* beobachtete. Die Heterotrophie erstreckt sich hier nämlich auch auf das Periderm, welches sowohl hinsichtlich des Zeitpunktes seiner Entstehung als auch seiner Weiterentwickelung (wenigstens eine Zeitlang) an der Förderung der Oberseite participiert. Ein im zweiten Jahre stehender, im Frühjahre eingesammelter Spross von *Tilia grandifolia* zeigte folgende Verhältnisse:

Oberseite.	Unterseite.
Auf die Epidermis folgt ein fünf- bis sechsreihiges Periderm; unter demselben ein fünfreihiges Collenchym.	Die Epidermis ist wenig schwächer entwickelt als oberseits. Auf sie folgt ein drei- bis vierreihiges Collenchym. Peridermbildung fehlt an der unteren Sprosshälfte noch vollständig.

Ein dreijähriger Spross derselben Pflanze erwies sich folgendermaßen ausgebildet:

Oberseite.	Unterseite.
Die Epidermis fehlt und ist ihrer ganzen Ausdehnung nach durch Periderm ersetzt. Das Collenchym ist fünf- bis sechsreihig.	Die Epidermis ist an zahlreichen Stellen noch erhalten. Periderm ist gleichfalls, wenn auch etwas schwächer als an der Oberseite entwickelt. Collenchym fünfreihig.

Der Ersatz des primären Hautgewebes durch das secundäre geht also an der Oberseite in diesem Falle früher und intensiver vor sich, als an der nicht geförderten Unterseite.

---

[1] Unters. über den Einfluss des Rindendruckes auf das Wachsthum und den Bau der Rinden. Diese Sitzungsberichte, Bd. 88. 1883.

Dieser in der Peridermbildung zutage tretende Unterschied von Ober- und Unterseite wird allerdings sehr bald — sobald nämlich dieses Gewebe allseitig ausgebildet ist — wieder verwischt. Ältere Sprosse zeigen ein ringsum völlig gleich mächtig entwickeltes Periderm. Die Heterotrophie von *Tilia* ist bekanntlich häufig eine Combination von Epitrophie und Endotrophie. Die Symmetrieebene des Sprosses kann dann wieder von der verticalen abweichen. Es ist nun sehr schön zu beobachten, wie dann auch die Förderung der Rinde und im speziellen die einseitige Peridermbildung genau in diesem Sinne erfolgt.

Ob nicht auch bei anderen Tiliaceen und Anonaceen ähnliche Differenzen in der Anlage des Periderms zutage treten, kann ich leider nicht entscheiden, da ich nicht über genügend junges Material verfügte. Ich glaube aber, dass der bei *Tilia* beobachtete Fall nicht vereinzelt dastehen dürfte.

B. Wurzelrinde.

Auch an Wurzeln ist eine der Heterotrophie des Holzes parallele Heterotrophie der Rinde häufig, oft sogar in weit höherem Grade als bei oberirdischen Sprossen zu beobachten. Schon Kny[1] machte diesbezügliche Beobachtungen an Wurzeln von *Tilia ulmifolia, Rubus Idaeus* und anderen, doch scheinen seither anderweitige Fälle nicht bekannt geworden zu sein. Ich habe verschiedene Dicotylen- und Coniferenwurzeln daraufhin untersucht und an zahlreichen derselben Heterotrophie der Rinde beobachtet. Als gute Beispiele führe ich an: *Sophora japonica* L. mit einer Holzexcentricität von $\frac{55}{10}$ und einer Rindenexcentricität von $\frac{50}{18}$.

Dictamnus albus L. mit einer Holzexcentricität von $\frac{3}{8}$ und einer Rindenexcentricität von $\frac{3}{18}$.

Epitrophie der Rinde war ferner (nebst Epitrophie des Holzes) an Wurzeln von *Alnus* sp., *Quercus pedunculata* Ehrh.,

[1] L. c., S. 115.

Crataegus Oxyacantha L., *Ulmus* sp. vorhanden; in besonders hohem Grade aber zeigten sie die zwei beschriebenen Bretterwurzeln von *Fagus silvatica*. Wurzel I hatte oberseits einen doppelt so starken Rindenkörper als unterseits, bei Wurzel II war die Rinde oben nahezu viermal so breit als unten.

Ferner habe ich Epitrophie der Rinde fast durchwegs unmittelbar an der Insertionsstelle der Dicotylenwurzeln beobachtet, woselbst ja auch der Holzkörper epitroph ist. Die auf S. 45 bereits genannten Wurzeln von *Eugenia Ugni* Hook et Arn. (Rinde $= \frac{10}{7}$), *Eriobotrya japonica* Lindl. (Rinde $= \frac{19}{16}$), *Goldfussia isophylla* Nees (Rinde $= \frac{12}{9}$), *Weigelia* sp. (Rinde $= \frac{14}{8}$), liefern hiefür Beispiele.

An Coniferenwurzeln habe ich eine mit der Heterotrophie des Holzkörpers gesetzmäßig zusammenhängende Heterotrophie der Rinde niemals beobachten können; wie ja auch an ihren oberirdischen Sprossen eine derartige Förderung nicht zu bemerken ist.

Der anatomische Charakter der Rindenheterotrophie ist an der Wurzel im allgemeinen derselbe wie an oberirdischen Sprossen. In erster Linie sind wieder die parenchymatischen und mechanischen Elemente des Rindenkörpers an der geförderten Seite in größerer Zahl vorhanden. Die auf S. 58 angeführte Wurzel von *Sophora japonica* enthält in der Breite ihrer oberen Rindenhälfte beispielsweise 16 Bastbündelreihen, während in der unteren Rindenhälfte nur 8 sich finden. Bei *Dictamnus* habe ich in der unteren Rindenbreite durchschnittlich viermal so viel zerstreute Bastzellen gezählt als in der oberen.

Es erübrigt noch, der Ursachen der Heterotrophie kurz zu gedenken. Es ist dies eine heißumstrittene Frage, die noch immer ihrer endgiltigen Lösung harrt.

Es kann nicht meine Aufgabe sein, auf alle diesbezüglichen, sehr divergierenden Erklärungsversuche einzugehen, nachdem ja meine Untersuchungen lediglich die Morphologie der Heterotrophie betreffen, und keinerlei Experimente bezüglich

des Zustandekommens derselben von mir angestellt wurden. Was ich hier nur besonders betonen will, ist Folgendes. Wiesners eigene und auf seine Veranlassung von Cieslar angestellte Experimente haben mit vollkommener Sicherheit gezeigt, dass man hinsichtlich der Ursachen zwei Formen der Heterotrophie auseinander halten müsse: Erblich festgehaltene, spontane Heterotrophien, wie Exotrophie und Endotrophie, und paratonische, durch äußere Einflüsse hervorgerufene Trophien, die als Hypotrophie und Epitrophie auftreten können. In der Regel ist aber die Heterotrophie eines Sprosses ein Combinationsphänomen, und ebensosehr als eine Folge der Lage des betreffenden Sprosses zum Horizont, als zu seiner Abstammungsaxe aufzufassen. So combinieren sich bei vielen Coniferen Hypotrophie und Exotrophie, bei Dicotylen Epitrophie und Endotrophie. Es ist dies ein eindringlicher Fingerzeig, sich vor einseitiger Auffassung und Erklärung der Heterotrophie zu hüten, da ja beim Zustandekommen derselben sehr verschiedene Factoren gleichzeitig betheiligt sein können. Ich möchte dies besonders gegenüber F. Schwarz betont wissen, der an der Kiefer nachzuweisen versucht, dass für das Zustandekommen der Spätholzbildung, Rothholzbildung, sowie der Excentricität des Holzkörpers überhaupt ausschließlich Druckwirkungen maßgebend seien. Es mag ja in vielen Fällen, speciell bei der Rothholzbildung, Druck im Spiele sein. Das Auftreten von Rothholz aber selbst an verticalen Sprossen, welches, gleichzeitig mit Exotrophie, von Cieslar an der Fichte, von mir bei *Larix*, beobachtet wurde, dürfte Schwarz wohl kaum gleichfalls auf Druck zurückzuführen imstande sein.

Zusammenfassung.

1. Für die von Wiesner constatierte Hypotrophie des Holzes mehrjähriger, geneigter Coniferensprosse wurden zahlreiche neue Belege erbracht. Dieselbe ist stets durch eine Vermehrung vorzüglich der wasserleitenden Elemente (Tracheiden) der Unterseite bei gleichzeitiger Rothholzbildung ausgezeichnet.

2. Auch einjährige Coniferensprosse können bereits hypotroph oder exotroph sein. Die Heterotrophie äußert sich hier entweder in derselben Weise wie bei mehrjährigen Sprossen, oder bloß in einseitiger Rothholzbildung.

3. Bei heterotrophen Dicotylen-Sprossen und Wurzeln sowie der Mehrzahl der Coniferenwurzeln ist der anatomische Charakter der einseitigen Förderung durch Vermehrung der Gefäße, beziehungsweise Tracheiden, verbunden mit Vergrößerung ihrer Lumenweite gegeben. Seltener bilden Coniferenwurzeln an der geförderten Seite Rothholz aus.

4. Heterotrophie der Rinde parallel der des Holzes tritt vorübergehend an jungen geneigten Dicotylensprossen und Wurzeln nicht gerade selten, constant dagegen nur bei allen bisher daraufhin von Wiesner und mir untersuchten Tiliaceen und Anonaceen (19 Gattungen in 41 Arten) auf.

5. An der Heterotrophie des Rindenkörpers nehmen gewöhnlich nur die parenchymatischen und mechanischen Elemente in hervorragendem Maße Antheil. Doch kann sich, wie bei *Tilia*, die einseitige Förderung des Rindenkörpers bisweilen auch in ungleichseitiger Entstehung des Periderms an Ober- und Unterseite äußern.

6. In geringer Bodentiefe erwachsene, geneigte Wurzeln bilden in der Nähe der Insertion einen epitrophen Holzkörper aus und sind dann hier, auch bei einheimischen Holzgewächsen, nicht selten brettförmig gestaltet. Die Heterotrophie des Holzkörpers äußert sich in diesen Fällen oft nicht nur im Schmälerbleiben der Jahrringe an der nicht geförderten Seite, sondern selbst in der völligen Sistierung des Holzzuwachses dieser Seite durch eine oder viele Vegetationsperioden. In größerer Entfernung von der Insertion zeigt der Holzkörper hypotrophen Charakter.

Zum Schlusse erfülle ich nur eine angenehme Pflicht, indem ich allen, welche das Zustandekommen dieser Arbeit förderten, meinen aufrichtigen Dank ausspreche. Derselbe gilt vor allem meinem hochverehrten Lehrer Herrn Hofrath Prof. Dr. J. Wiesner, auf dessen Anregung vorliegende Arbeit entstand, sowie Herrn Director Prof. Dr. R. v. Wettstein, Herrn Custos Dr. Zahlbruckner und den Herren Dr. Cieslar, Dr.

Figdor und Dr. K. Linsbauer für das ihrerseits der Arbeit entgegenbrachte Interesse und die Zuwendung mancherlei wertvollen Materiales.

Figurenerklärung.

Tafel I.

Fig. 1. Querschnitt durch die untere Hälfte eines einjährigen Sprosses von *Picea Omorica*. *m* = Mark, *R* = Rothholz. Vergr. circa 465.

Fig. 2. Bretterwurzel von *Fagus silvatica*. Nat. Größe.

Fig. 3. Bretterwurzel von *Picea excelsa* (III). Nat. Größe.

Fig. 4. Querschnitt durch das Holz einer Bretterwurzel von *Picea excelsa* (II) mit sich auskeilenden Jahrringen. (*a, b, c, d, e* bezeichnen die aufeinanderfolgenden Jahrringe.) Vergr. 230.

Fig. 5. Radialer Längsschnitt durch das Rothholz einer Wurzel von *Pinus Pumilio*. *t* = Tüpfelspalten, *i* = Intercellularraum. Vergr. 620.

Tafel II.

Fig. 6. Querschnitt durch den oberseits gelegenen Theil des siebenten Jahrringes einer Wurzel von *Abies cephalonica*. Vergr. 230.

Fig. 7. Querschnitt durch den unterseits gelegenen Theil desselben Jahrringes. *f* = Frühjahrsholz, *h* = Herbstholz. Vergr. 230.

Fig. 8. Querschnitt durch die Rinde eines Sprosses von *Corchorus* sp. (Oberseite). *b* = Bastbündel. Vergr. 250.

Fig. 9. Querschnitt durch die unterseitige Rinde desselben Sprosses. Vergr. 250.

Fig. 10. Querschnittsbild eines Sprosses von *Muntingia Calabura*. Nat. Größe.

Die Figuren 1, 4 bis 9 wurden mittels der Oberhäuser'schen Camera, 2, 3, 10 nach der Natur gezeichnet.